中華農業研究（Jour. Agric. Res. China）46(3)：228～240（1997）

多年生大芻草與玉米雜交後裔之分蘗性及地上部鮮重之研究[1]

謝光照　何千里　盧煌勝[2]

摘要：本研究以二倍體多年生大芻草（*Zea diploperennis,* 2n＝20）及玉米（*Zea mays,* 2n＝20）自交系 Pi330、B77之雜交後裔爲材料，探討分蘗性及地上部鮮草重之變化。結果顯示，二倍體多年生大芻草之分蘗芽數隨著生育日數之增長而增加，出土後60天達到最高峰。在各不同世代中，依玉米遺傳質比例之增加，其分蘗芽數則明顯減少。二倍體多年生大芻草之再生能力，亦於雜種世代中，隨玉米遺傳質比例之增加而遞減，二次分蘗率及再生率均呈明顯下降趨勢。F_1 世代之地上部鮮重表現相當明顯之雜種優勢，或可直接利用於青割牧草之生產。而利用輪迴選種法改良二倍體大芻草之分蘗芽數及鮮草產量，亦爲增進其用途之可行途徑之一。

關鍵詞：多年生大芻草、玉米、分蘗性、雜種優勢。

前　言

多年生大芻草有四倍體（Perennial tetraploid, *Zea perennis, 2n＝40*）與二倍體（Perennial diploid, *Zea diploperennis,* 2n＝20）兩種[4,7]。二倍體多年生大芻草爲一種高分蘗之牧草，具有二種型態的莖，一般地下莖比地上莖具有較短的節間，直立強健多分蘗，且具有越冬能力；二倍體多年生大芻草一般可利用切莖、分株、種子或芽繁殖[1]，其對日照不敏感，初期生長速率極爲緩慢[5]；與玉米（*Zea mays,* 2n＝20）雜交，可結實，同時 F_1 植株之花粉具有95%的可稔性，因此，作爲育種材料，與玉米間相互改良應是可行的[8]，二倍體多年生大芻草與玉米之 F_1 雜種在乾重上確具明顯之雜種優勢[2]。本試驗乃利用二倍體多年生大芻草與玉米之雜交後代來探討分蘗性及地上部鮮重之變化，以作爲育種改良之參考。

材料與方法

本研究所採用的材料有玉米自交系B77與Pi33、二倍體多年生大芻草 TeP 族群（*Z. diploperennis,* 2n＝20），及玉米與大芻草之 F_1、F_2、BC_1及BC_2等後裔。B77分離自 W. L. Brown Pioneer 2-ear Composite，屬早熟馬齒種；Pi330係由 Pioneer 6875 分離而來之自交系，屬中早熟之硬粒種。B77及Pi330均不具有分蘗性及再生力。玉米與多年生大芻草 TeP 之雜交種子，在春作以盆栽，於溫室隔離情況下，分三年完成各世代雜交種子之生產，第一年繁殖TeP；第二年以玉米爲母本，TeP

1. 臺灣省農業試驗所　研究報告第 1907 號。
2. 本所農藝系助理研究員、助理研究員及研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

爲父本，生產 F_1 世代；第三年以 F_1爲父本，P_1、P_2爲母本生產 F_2、BC_1及BC_2。每個組合之親本，爲配合花期分三批種植，每批間隔 7 天，每次逢機種子各種10盆，每盆留 2 株，母本人工去雄後，以父本之花粉利用自然及人工補助授粉方式來完成雜交種子之生產。完成之各世代雜交種子在1992年1 月22日播種於農試所試驗田，田間採逢機完全區集設計，二重複，行長 6m，行株距75×30cm，兩粒播，於 2 月10日出土，出土後二週間苗，每穴僅留一株。基肥以台肥39號複合肥料（N：P_2O_5：K_2O=12：18：12）每公頃施500kg，於播種前施入播種溝內，澆水後再播種。追肥於播種後40天，以硫酸銨（N=21%）每公頃施450kg。生育期間視田間乾燥情形進行必要之灌水，同時於齊膝期進行中耕、培土等作業。生育期間每重複之 P_1、P_2 及 F_1 世代各調查50株，BC_1 與 BC_2 各調查80株，F_2 世代則調查150株。採單株調查，所調查的性狀包括分蘗數、二次分蘗率、再生率、再生芽數及單株鮮重，各項性狀之調查方法如下：

一、分蘗數（tiller number）：分別於出土後40、50及60天時，調查單株之分蘗數，以No./plant 爲單位。

二、二次分蘗率（percent of second tillering from main tiller）：於出土後70天調查單株上各主要分蘗芽上二次分蘗之變異，以百分率爲單位。

三、再生率（ratoon ability）：於青割三週後調查有再生芽之株數，以百分率爲單位。

四、再生芽數（number of ratoon tiller）：於青割後30天調查各世代單株上之再生芽數，以 No./plant 爲單位。

五、單株鮮重（fresh weight per plant）：出土後80天，由地表處割取，稱其鮮重，以g 表示。

所得數據均先進行變方分析，以平均值及變域作比較，並列出頻度分佈圖。

結果與討論

二倍體多年生大芻草 TeP(*Z. diploperennis*)爲一種高分蘗性之多年生牧草，生長習性類似雜草或半野生雜草，可作爲抗病蟲、多年生及分蘗性等之特性轉移之種質[1]。本研究以栽培種玉米自交系B77及Pi330 與二倍體多年生大芻草雜交及回交，形成了六種不同遺傳質比例之世代。田間觀察顯示，二倍體多年生大芻草之初期生長緩慢，分蘗數多，在春作或秋作皆可開花及吐絲。B77與Pi330玉米自交系早期生長較大芻草快，葉片較寬大，植株莖稈較粗狀，不具有分蘗性。TeP×Pi330 與 TeP×B77之F_1植株較親本高，具有明顯的雜種優勢，隨組合之不同，一般有0～7個分蘗芽，植株的生長特性介於兩親之間，開花習性爲不定日長型，有許多節位可結雌穗，此項結果與 Shaver[9]之研究類似。TeP×(TeP×B77)、TeP×(TeP×Pi330)之BC_1 世代外表型較偏向大芻草，葉片直立，具有許多分蘗芽。B77×(TeP×B77)與Pi330×(TeP×Pi330)之BC_2世代植株及果穗之外觀近似玉米，分蘗數極少。TeP×B77與TeP×Pi330之F_2世代有各種不同外表型之分離，變異極大。

應用自交作物的世代平均法，可獲知性狀之遺傳訊息，而其前提則P_1、P_2兩親本須爲同型結合體，分別具有較大及較小之表現值，其P_1、P_2爲100%同型結合體之同質族群；F_1爲異型結合體之同質族群，其遺傳質來至父、母本各佔50%；F_2世代爲同型與異型結合體各佔一半之異質族群所構成；具有最大之遺傳變異；BC_1世代之基因型遺傳質75%來至P_1親本，爲同型與異型結合體所構成之異質族群；BC_2世代各基因型的遺傳質75%來至P_2親本，爲同型結合體與異型結合體混合組成之異質族群，因此，性狀變異的大小趨勢呈現F_2＞BC_1或BC_2＞P_1或P_2或F_1。大芻草爲異交作物，有關其分蘗性及地上部鮮重之遺傳行爲及族群基因頻度之結構尚無文獻可供參考。在沒有大芻草純質自交系的情況下，爲瞭解其遺傳行爲，乃仿自交作物之世代平均值法，進行大芻草與玉米雜交，欲藉由其後裔之表現趨勢探知其對育種行爲之影響。本試驗使用之大芻草 TeP爲同型結合體與異型結合體所構成複雜之異質族群，因此，其雜交的 F_1 世代仍爲同型結合體與異型結合體混合之異質族群，與自交作物之 F_2

、BC_1或BC_2世代之異質族群之構造相類似，所以其 P_1、F_1 較 P_2 世代在分蘗性乃具有較大的變異存在。

成等[1]的報告指出二倍體多年生大芻草F_1雜種之初期生長速率較親本大芻草快，唯作爲青割牧草，其分蘗數及再生力仍有待改善。本試驗結果，顯示各世代在不同生育時期之分蘗芽數有明顯的差異（表1）。在 TeP×Pi330的組合中，TeP、BC_1 及 F_2 世代之單株分蘗芽數隨著生育期之增長而增加，出土後60天達最大。F_1 及 BC_2 在出土後50天時分蘗芽數即已達最大値，出土後60天因植株間遮蔭，造成部份分蘗芽無法照到陽光而枯死，故分蘗芽數反呈減少現象，Pi330玉米自交系不具有分蘗性。在同一生育日數內，P_1及BC_1具有較多分蘗芽數，F_2次之，F_1及BC_2分蘗芽數之平均値分別爲0.7與0.9間，玉米自交系則沒有分蘗芽。在TeP×B77組合中，大芻草 TeP及其BC_1的分蘗芽數亦隨生長期之增長而增加，於出土後60天達最大；而 F_1、F_2及BC_2之分蘗芽數於出土後50天即達最大値，然後呈現下降或持平；玉米自交系B77則不具有任何分蘗芽。在同一生育日數內，一般 TeP、F_1、F_2及BC_1具有較多之分蘗芽數，其次爲 BC_2，玉米自交系B77自始至終皆沒有分蘗芽產生。在各世代後裔中，發現不同的玉米遺傳質（B77或Pi330）對分蘗芽數有不同的影響，BC_1世代中TeP×(TeP×Pi330）之分蘗芽數較TeP×（TeP×B77）多；而在 F_1、F_2及 BC_2 世代中，帶有B77遺傳質者反比帶有Pi330者具較多的分蘗芽數（表１）。

表 1. 三個不同生育時期之分蘗數及變異範圍（No./plant）

Table 1. Mean and range of tiller number for maize, teosinte and their progenies at three growth stages.

Generation	Days after emergence					
	40		50		60	
	$\bar{x}\pm SE$	Range	$\bar{x}\pm SE$	Range	$\bar{x}\pm SE$	Range
			TeP×Pi330			
P_1	1.31±0.02	6～0	2.45±0.20	12～0	3.86±0.25	12～0
P_2	0±0	0～0	0±0	0～0	0±0	0～0
F_1	0.95±0.02	5～0	0.97±0.08	5～0	0.73±0.02	5～0
F_2	1.31±0.36	7～0	1.54±0.35	7～0	1.62±0.33	8～0
BC_1	2.36±0.31	8～0	3.20±0.57	11～0	3.73±0.45	12～0
BC_2	0.72±0.11	4～0	0.73±0.11	4～0	0.72±0.09	4～0
$LSD_{(0.05)}$	0.44	—	0.62	—	0.46	—
			TeP×B77			
P_1	1.93±0.28	6～0	2.68±0.16	9～0	3.24±0.21	9～0
P_2	0±0	0～0	0±0	0～0	0±0	0～0
F_1	2.72±0.07	7～0	2.87±0.04	7～0	2.87±0.04	7～0
F_2	1.85±0.38	6～0	2.24±0.39	9～0	2.28±0.38	9～0
BC_1	1.68±0.34	6～0	2.14±0.34	7～0	2.86±0.32	8～0
BC_2	1.16±0.11	4～0	1.45±0.46	6～0	1.45±0.46	6～0
$LSD_{(0.05)}$	0.55	—	0.88	—	0.92	—

各世代出土後60天之分櫱芽數之頻度分布如圖1，由圖可看出TeP×Pi330組合中，TeP的分櫱芽數介於0～12之間，平均值爲3.86，具有2個分櫱芽之植株佔33%；Pi330則完全沒有櫱芽；F_1世代之分櫱芽數介於0～5，沒有分櫱芽者佔60%左右，平均分櫱芽數爲0.73；F_2世代之分櫱芽數介於0～10之間，含0～2個分櫱芽之植株約有74%左右，平均分櫱芽數爲1.62個；BC_1世代之分櫱芽數介於0～12個，含有2～4個分櫱芽之植株佔68%左右，平均分櫱芽數爲3.73；BC_2世代分櫱芽數介於0～4之間，不具有分櫱芽之植株佔50%左右，平均分櫱數爲0.72個。試驗數據顯示，在不同世代中，凡大芻草的遺傳質所佔比例較多者，其分櫱芽數較多。在出土後60天，TeP×Pi330組合中，各世代田間分櫱芽之生長情形如圖2，不同世代間比較，亦可探知，一般具有玉米遺傳質（Pi330）較多之世代，其分櫱芽數通常較少。

TeP×B77在出土後60天之分櫱芽數頻度分布，如圖3所示。TeP親本之分櫱芽數介於0～8之間，以具有2～4個分櫱芽之植株所佔百分比較多，平均分櫱芽數爲3.24個；B77玉米自交系沒有分櫱芽出現；F_1世代，單株有3～4個分櫱芽者佔59%左右，平均分櫱芽數爲2.87個；F_2世代呈現偏向較少分櫱數之偏歪分布，分櫱芽數之範圍介於0～9之間，含有4個以下分櫱芽之植株佔91%左右，平均爲2.27個；BC_1世代分櫱芽數之分布介於0～8之間，含2～4個分櫱芽之植株約佔66%左右，平均數爲2.86個；BC_2世代之分櫱芽數之分布範圍介於0～6之間，呈現偏歪分布，含0～3個分櫱芽之植株佔97%左右。在出土後60天，TeP×B77組合中，各世代田間分櫱芽之生長情形如圖4，可看出在各世代中，如前所述的情形，當玉米之遺傳質佔較大比例時，其分櫱數必隨之減少。

Pasupulet and Galinat[8] 指出玉米與二倍體多年生之大芻草相比較，發現在第5對染色體內有同臂內倒置（paracentric inversion）；而第9對染色體上則存在著末端倒置（terminal inversion）。而水稻的種間 *O. paraguaiensis* 與 *O. australiensis* F_1之細胞觀察，發現種間染色體在形狀及大小上均有差異，在第一中期時，僅大約有七、八個二價體形成；而 *O. paraguaiensis*×*O. brachyautha* F_1之染色體則幾無配對產生[6]。由此可知種間雜交之 F_1 植株之減數分裂及 F_2 分離，由於染色體的構造（基因位置序列）及大小在種間存在著某種程度之差異性，因此，常有偏向某一親本之分離現象。玉米與二倍體多年生大芻草之 F_2 世代中，不論是 TeP×Pi330或TeP×B77組合，均呈現偏向較少分櫱數之偏歪分佈，可能與大芻草之染色體組在 F_2 分離世代呈現非逢機分離有關[3]。

本試驗種植於1992年1月22日，於2月10日出土，待其生長至出土後70天時，調查主分櫱芽上之二次分櫱芽，結果看出，不論是TeP×Pi330或TeP×B77組合中，TeP及BC_1兩者均具有較高比例之二次分櫱，而 F_2 世代，具有二次分櫱芽之植株僅佔4～5%左右，其餘世代則不具有二次分櫱芽。於出土後生長至80天時進行刈割，再於一個月後調查其再生率，結果顯示，具有較高大芻草遺傳質比例之TeP 及 BC_1 世代，其再生率較高，TeP親本介於69～100%之間；而 BC_1 隨著組合（Pi330或B77）之不同介於66～74%間；F_1 及 F_2 世代之再生率，在兩個不同組合間稍有不同，TeP×B77組合具有較高之再生率；玉米自交系（Pi330及B77）與BC_2之再生率極低或爲0。

作爲青割用牧草，刈割後再生力的強弱，對其利用價值有絕對的重要性，二倍體多年生大芻草除了呈現多年生之越冬特性外，其在出土後80天（開花期）刈割，同樣具有明顯的再生能力，此爲其重要之優良特性之一。再生芽之分布如圖5所示，可看出在 TeP×Pi330組合中，TeP之再生芽數介於0～21之間，沒有再生芽者佔31%左右，平均再生芽數爲5.36個；玉米自交系不具有再生芽；F_1 世代再生芽數介於0～4之間，沒有再生芽者佔95%左右，平均再生芽數僅0.07；F_2 世代之再生芽數介於0～5之間，不具有再生芽之植株佔81%左右，平均再生芽數爲0.35個；BC_1 世代再生芽數介於0～15之間，含有0～4個分櫱芽之植株所佔百分率較高；BC_2 世代所有植株皆不具再生芽。

在TeP×B77組合中，刈割後一個月之再生芽頻度分布示如圖6，由圖中可看出TeP植株具有100%之再生率，其再生芽數介於1～22個之間，平均數爲6.96個，爲偏向較少再生芽數之偏歪分布；

玉米自交系B77完全沒有再生芽產生；F_1世代之再生芽數介於0～6之間，其中沒有再生芽之植株佔約54%左右，平均再生芽數爲0.94個；F_2 世代再生芽數介於0～8個之間，其中沒有再生芽之植株佔67%左右，平均再生芽數爲0.9個；BC_1 世代再生芽數介於0～13之間，其中不具再生力之植株佔34%左右，平均再生芽數爲2.42個；BC_2 世代再生芽數介於0～2之間，其中不具再生芽之植株佔98%左右，平均再生芽數爲0.02個。由上述之數據可看出，二倍體多年生大芻草出土後80天刈割，還具有再生能力，而各世代中之再生芽數及再生率皆依玉米遺傳質百分比之增加而顯著下降，顯然本試驗所使用之玉米自交系已完全喪失了再生基因，欲利用玉米來改良大芻草之分蘖數及再生力，將是徒勞無功。

青割型牧草的優劣，除分蘖數要多，再生力要強外，乾物質產量的高低也是重要因子之一。謝與盧[2]之試驗顯示在地上部乾物重方面，多年生二倍體大芻草與玉米自交系B77間之 F_1 有明顯的雜種優勢存在。而本試驗之結果，發現多年生二倍體大芻草與玉米自交系之雜交後裔，不論在TeP×Pi330或TeP×B77組合中，F_1 世代在鮮草產量方面也均具有明顯的雜種優勢（表2），因此利用 F_1 雜種生產青割牧草，似乎可行，但其多年生性及再生後的分蘖特性之表現是否能維持，有待進一步確認。另一方面，利用輪迴選種法改良鮮草產量，以提升二倍體多年生大芻草之利用價值，也是值得進一步探討的途徑。

表 2. 出土後80天之單株地上部鮮重（公克）及其變異範圍

Table 2. Mean and range of above ground fresh weight(g/plant) at eighty days after emergence.

Generation	$\bar{x}\pm SE$	Range
	TeP×Pi330	
P_1	466.6±73.8	1800～ 25
P_2	480.9±59.5	1055～115
F_1	890.5±94.9	2480～240
F_2	698.4±93.3	2050～ 30
BC_1	847.9±66.3	1900～160
BC_2	764.3±64.5	2335～155
$LSD_{(0.05)}$	161.9	—
	TeP×B77	
P_1	450.2± 72.2	910～ 20
P_2	506.0± 56.6	920～200
F_1	778.8±115.8	2020～130
F_2	630.3±124.7	2210～ 45
BC_1	640.3± 70.5	1830～ 10
BC_2	731.3± 73.8	1760～120
$LSD_{(0.05)}$	172.5	—

引用文獻

1. 成游貴、羅國棟、諶貽訓。1986。玉蜀黍及大芻草雜交育種。臺灣省畜產試驗所年報第37頁。

2. 謝光照、盧煌勝。1995。玉米、大芻草及其雜交種之分櫱性、再生能力與一些重要農藝性狀之研究。中華農業研究 44：93-100。

3. Emerson, R. A. 1929. Genetic notes on hybrids of perennial teosinte and maize. Am. Naturalist 63:289-300.

4. Iltis, H. H., and J. F. Doebley. 1980. Taxonomy of *Zea*(Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synapsis. Amer. J. Bot. 67:994-1004.

5. Iltis, H. H., J. F. Doebley. R. M. Guzman, and B. Pazy. 1979. *Zea diploperennis*(Gramineae):A new teosinte from Mexico. Sci. 203:186-188.

6. Li, H. W., T. S. Weng, C. C. Chen, and W. H. Wang. 1961. Cytogenetical studies of *Oryza sative* L. and its related species. 1. Hybrids *O. paraguaiensis* wedd.×*O. brachyantha* Chev. et Roehr, *O. Paraguaiensis* wedd.×*O. australiensis* Domin. and *O. australiensis*×*O. alta* Swallen. Bot. Bull. Acad. Sinica 2:79-86.

7. Mangelsdorf, P. C. 1961. Introgression in maize. Euphytica 10:157-168.

8. Pasupuleti, C. V., and W. C. Galinat. 1982. *Zea diploperennis* I. Its chromosome and comparative cytology. J. Hered. 73:168-170.

9. Shaver, D. L. 1964. Perennialism in *Zea.* Genetic 50:393-406.

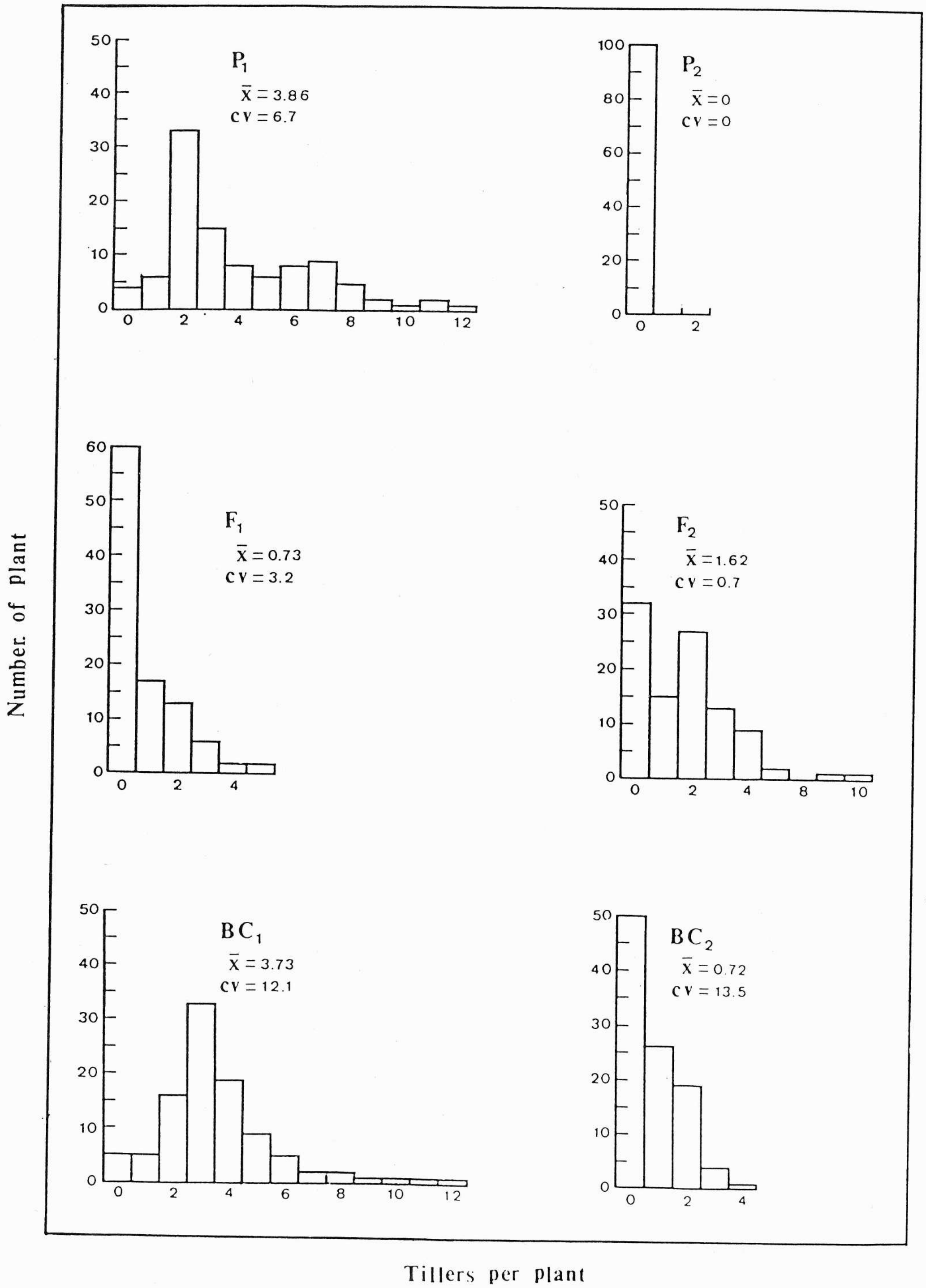


圖 1. 出土後60天TeP×Pi330各不同世代分櫱芽之頻度分布

Fig. 1. The frequence of distribution of tiller number at sixty days after emergence of TeP, Pi330 and their progenies.

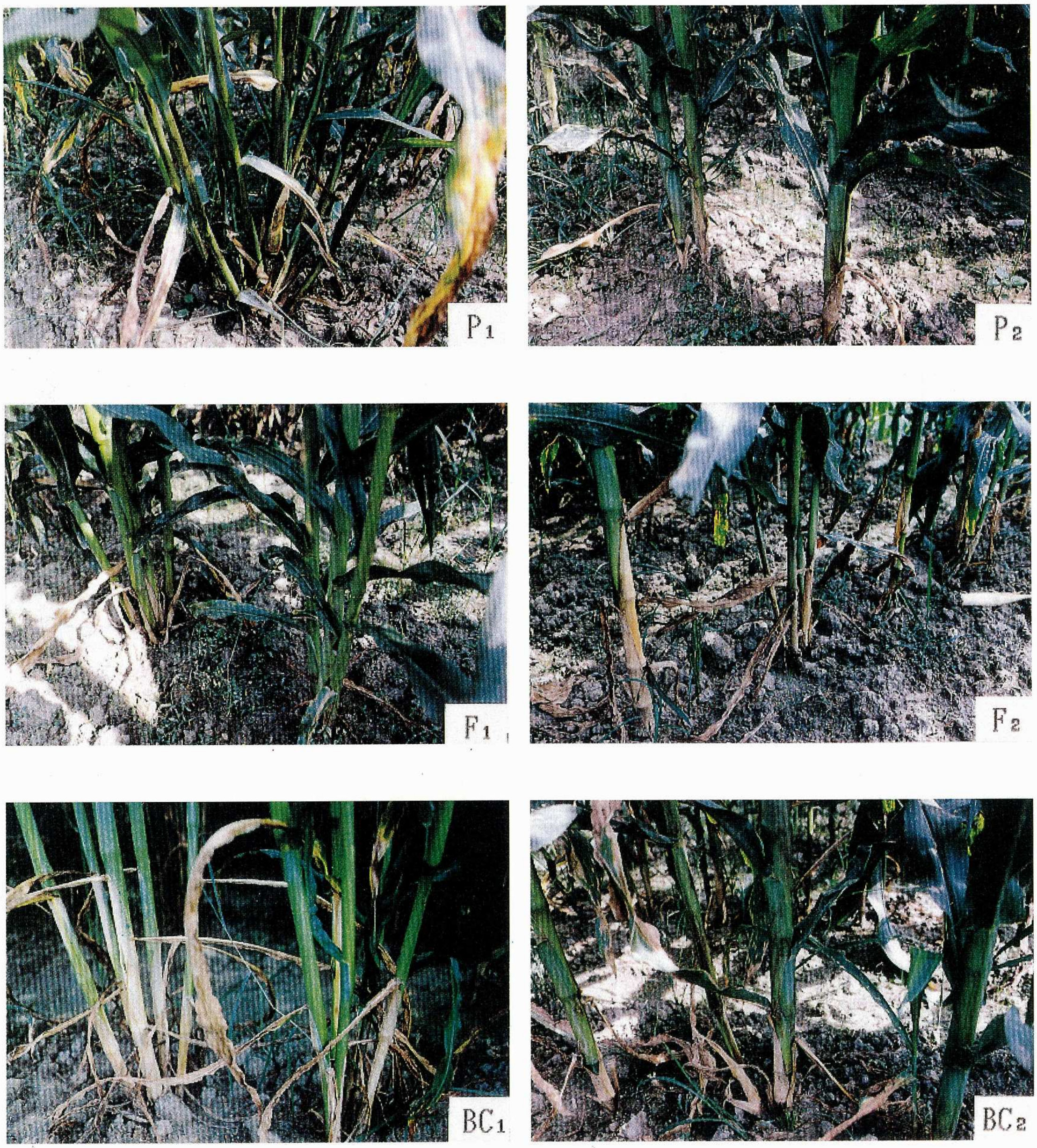


圖 2. 出土後60天TeP×Pi330各世代分蘗芽之生長情形

Fig. 2. The plants at sixty days after emergence of TeP, Pi330 and their progenies.

圖 2. 出土後60天TeP×Pi330各世代分蘗芽之生長情形

Fig. 2. The plants at sixty days after emergence of TeP, Pi330 and their progenies.

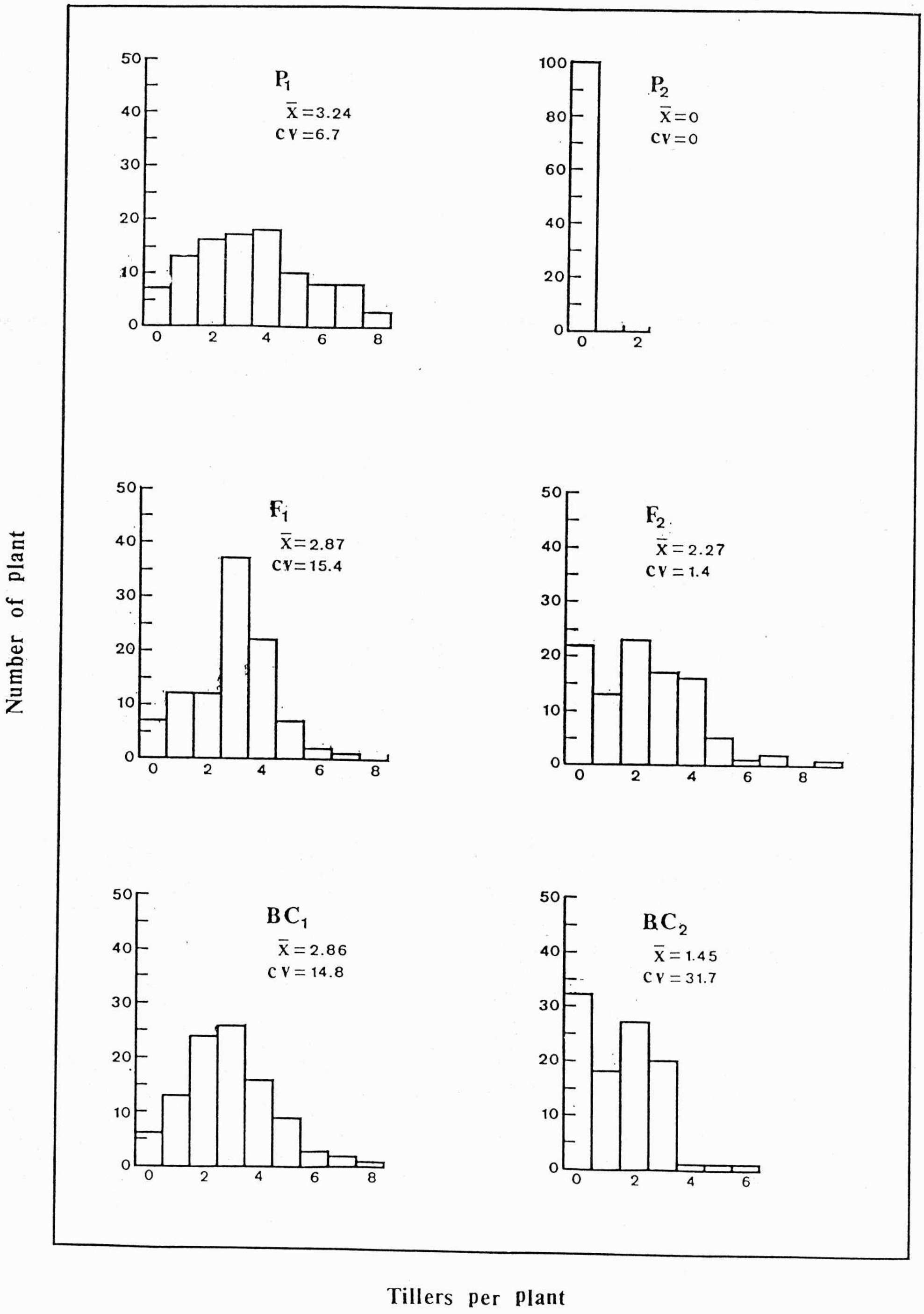


圖 3. 出土後60天TeP×B77各不同世代分蘗芽之頻度分布

Fig. 3. The frequence of distribution of tiller number at sixty days after emergence of TeP, B77 and their progenies.

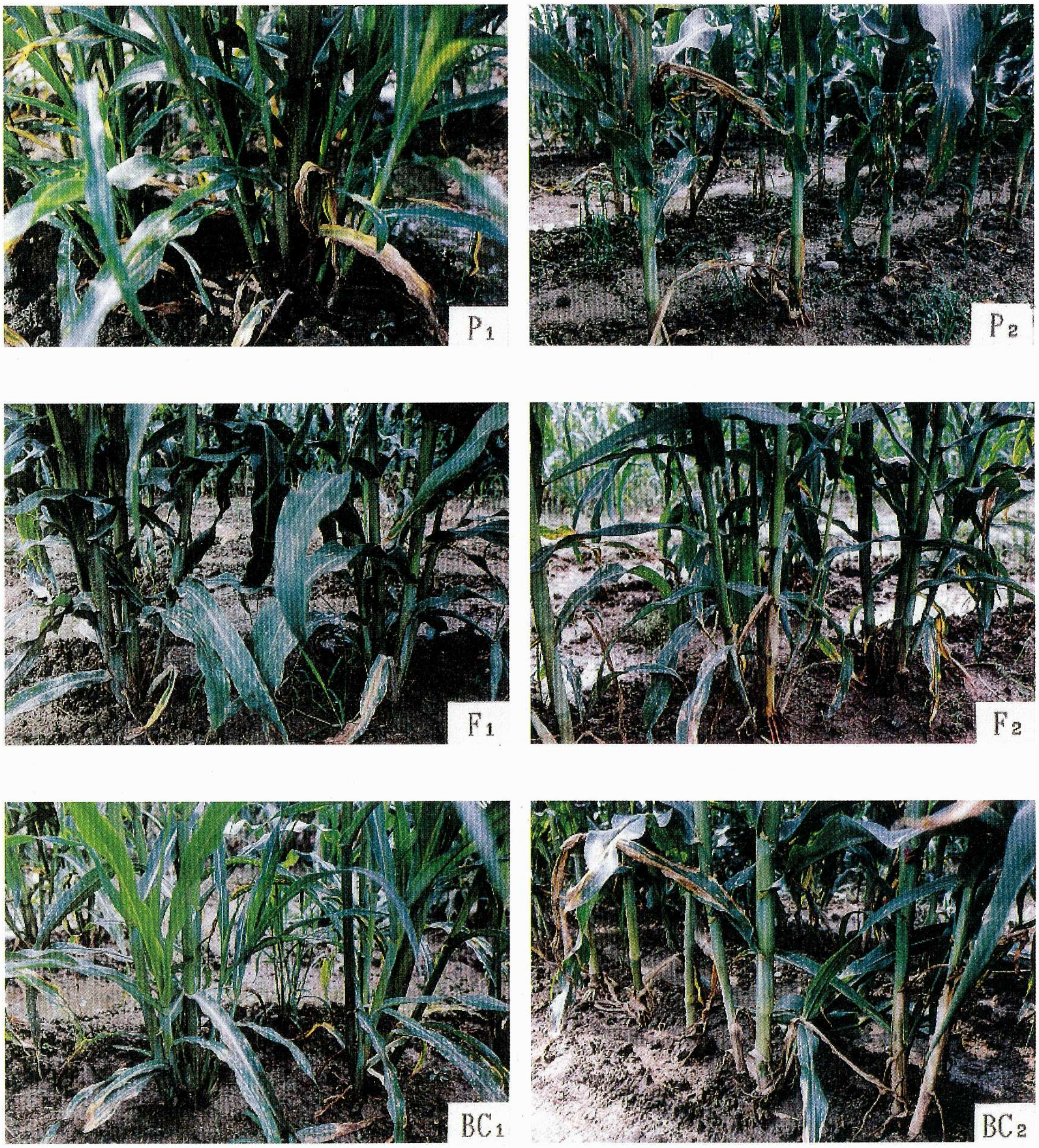


圖 4. 出土後60天TeP×B77各世代分蘗芽之生長情形

Fig. 4. The plants at sixty days after emergence of TeP, B77 and their progenies.

圖 4. 出土後60天TeP×B77各世代分蘗芽之生長情形

Fig. 4. The plants at sixty days after emergence of TeP, B77 and their progenies.

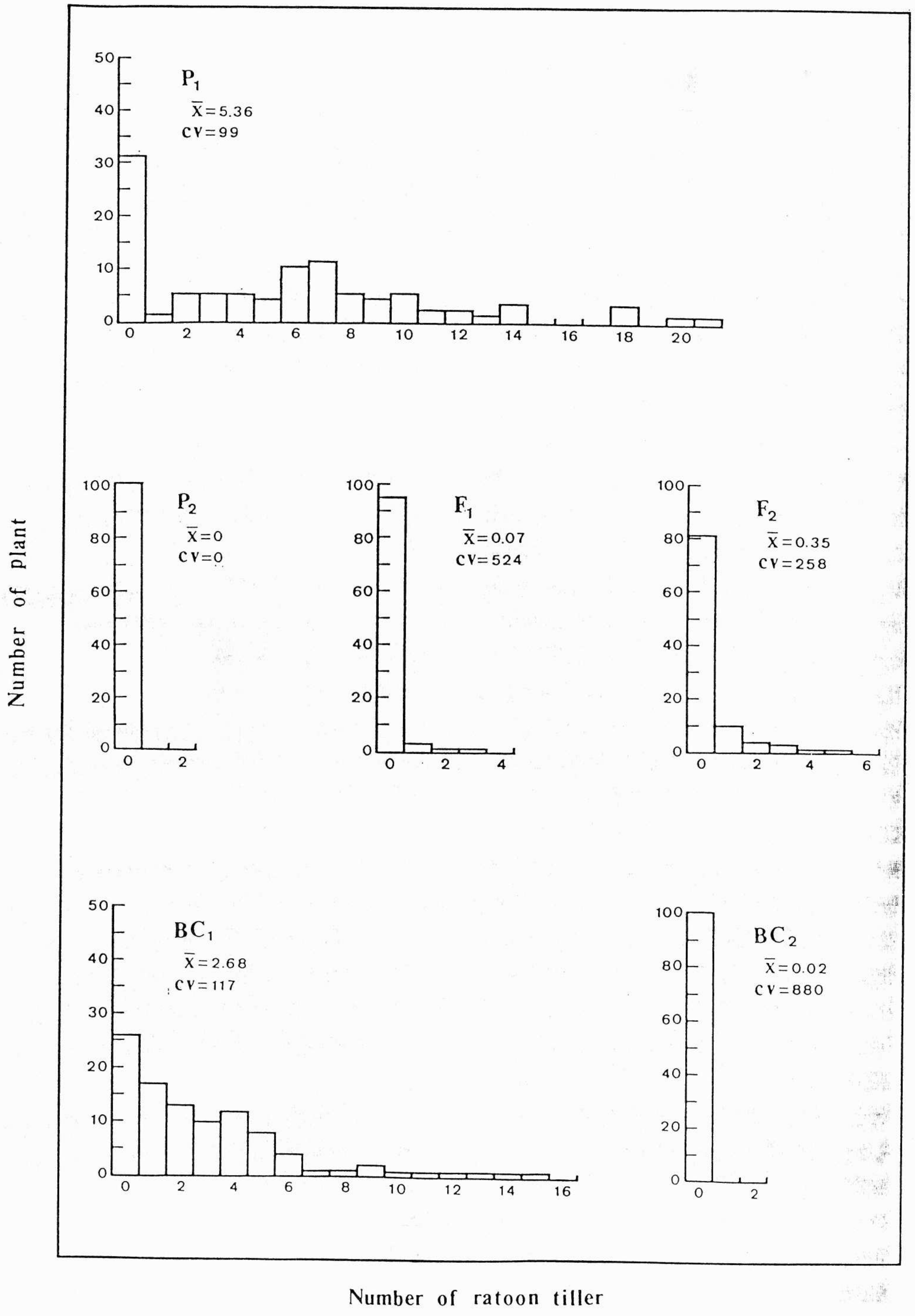
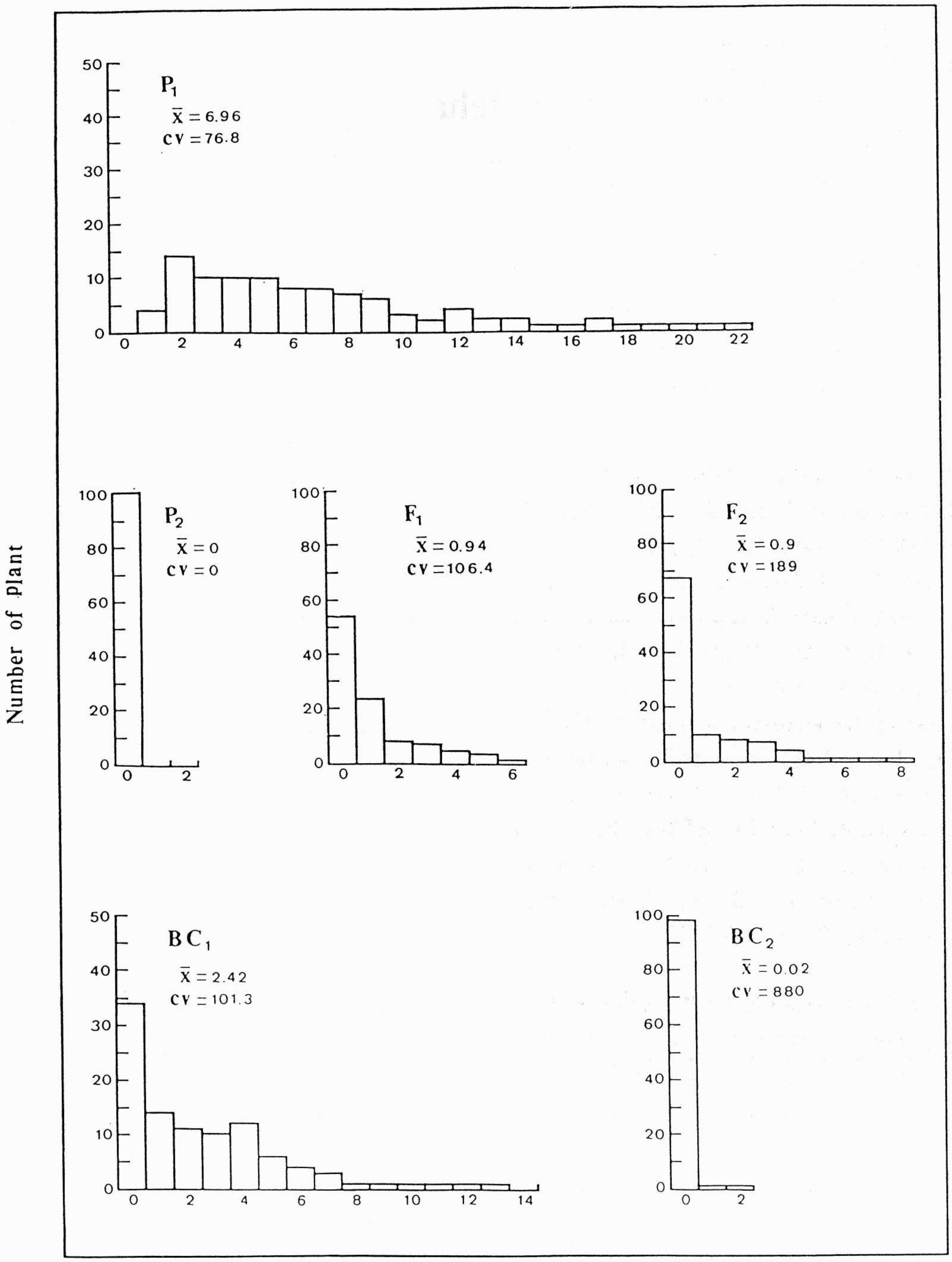


圖 5. 刈割後30天TeP×Pi330各不同世代再生芽之頻度分布

Fig. 5. The frequence of distribution of number of ratoon tiller at thirty days after cutting of TeP, Pi330 and their progenies.



Number of ratoon tiller

圖 6. 刈割後30天TeP×B77各不同世代再生芽之頻度分布

Fig. 6. The frequence of distribution of number of ratoon at thirty days after cutting of TeP, Pi330 and their progenies.

U26-3-3

Studies on the Tillering Behavior and Above Ground Fresh Weight of Maize and Perennial Diploid Teosinte and Their Progenies[1]

Guang-Jauh Shieh, Chan-Lee Ho and Hung–Shung Lu[2]

Summary

Perennial diploid teosinte Tep (*Zea diploperennis*, 2n=20), maize inbred lines B77, Pi330 (*Zea mays*, 2n=20) and their progenies were used to investigate their tillering behavior and above ground fresh weight. The results are summarized as follows: Tiller number of TeP increased following by growth stage, and arrived maximum at sixty days after emergence. TeP had high ratoon ability after cutting at the eighty days after emergence. As the proportion of maize germplasm increased, then the tiller number, percent of second tillering from main tiller and ratoon ability of their progenies decreased. F_1 hybrids of maize and TeP had heterosis in above ground fresh weight, and can be directly used as forage production. However, recurrent selection could be one favorable ways to improve the tiller number and above ground fresh weight of perennial diploid teosinte TeP.

Key words : Perennial diploid teosinte, Maize, Tillering, Heterosis.

1. Contribution No. 1907 from Taiwan Agricultural Research Institute.
2. Respectively, Assistant Agronomist, Assistant Agronomist and Senior Agronomist, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.